

森林根系分泌物生态学研究：问题与展望

尹华军^{1*} 张子良^{1,2} 刘庆¹

¹中国科学院成都生物研究所, 中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 成都 610041;

²中国科学院大学, 北京 100049

摘要 植物根际过程与调控机理研究已成为当前土壤学最活跃、最敏感的研究领域, 而根系分泌物作为根系-土壤-微生物界面物质能量交换和信息传递的重要媒介物质, 是构成根际微生态系统活力与功能特征的内在驱动因素, 是根际概念与根际过程存在的重要前提和基础。然而, 由于传统的根际过程研究更强调以实际生产问题为导向, 加之农作物生长周期较短、操作便利等诸多因素, 以往对植物根系分泌物研究主要聚焦在农业生态系统, 而有关根系分泌物在森林生态系统中的重要作用与调控机理研究甚少, 认识相对零散和片段化。基于此, 该文结合作者实际研究工作中的主要成果和该领域国际前沿动态, 综述了森林根系分泌物的生态重要性, 重点论述了目前森林根系分泌物生态学研究中存在的主要问题与不足, 在此基础上展望了未来森林根系分泌物生态研究中值得关注的重点方向和研究内容。

关键词 根际; 根系分泌物; 根系-土壤互作; 土壤生物地球化学循环; 根际功能属性; 森林

尹华军, 张子良, 刘庆 (2018). 森林根系分泌物生态学研究: 问题与展望. 植物生态学报, 42, 1055–1070. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0156

Root exudates and their ecological consequences in forest ecosystems: Problems and perspective

YIN Hua-Jun^{1*}, ZHANG Zi-Liang^{1,2}, and LIU Qing¹

¹Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization of Chinese Academy of Sciences, and Ecological Restoration and Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Researches on rhizosphere ecological processes and the underlying mechanisms have become one of the most active and sensitive hotspots in soil science. Root exudates have specialized roles in mediating the nutrient cycling and signal transduction within root-soil-microbe interactions. They are the key driving factors in regulating the functions of rhizosphere micro-ecosystem, and serve as a major premise for the concept and ecological processes in rhizosphere. However, due to the instinctive advantages of crops, such as short life cycles and convenient operation, most previous studies on root exudation mainly focused on agricultural ecosystems and were primarily targeted at providing practical guidelines. In contrast, there have been relatively few investigations on root exudates of trees, which highly limited the comprehensive knowledge of the potential mechanisms of root exudates in mediating soil biogeochemical processes in forest ecosystems. Hence, in this review, based on the main findings in our previous studies and the emerging frontiers in rhizosphere ecology, we specifically reviewed the ecological consequences and key remaining challenges in researches on root exudation in forests. Finally, we identify several topics and research outlooks for guiding future work to facilitate studies on root exudation and its ecological consequences in forest ecosystems.

Key words rhizosphere; root exudate; root-soil interactions; soil biogeochemical processes; rhizosphere functional traits; forest

Yin HJ, Zhang ZL, Liu Q (2018). Root exudates and their ecological consequences in forest ecosystems: Problems and perspective. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 1055–1070. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0156

收稿日期Received: 2018-07-05 接受日期Accepted: 2018-11-04

基金项目: 中国科学院前沿科学重点研究项目(QYZDB-SSW-SMC023)、国家自然科学基金(31670449和31872700)和四川省重点研发项目(2017SZ0038)。Supported by the Frontier Science Key Research Programs of CAS (QYZDB-SSW-SMC023), the National Natural Science Foundation of China (31670449 and 31872700), and the Sichuan Key R & D Program (2017SZ0038).

* E-mail: yinhj@cib.ac.cn

自从1904年德国微生物学家Lorenz Hiltner首次提出了根际(rhizosphere)这一概念以来,依赖于相关学科的发展和技术手段的不断改进,根际研究内容与内涵不断得到丰富和发展。目前根际微区域根系-土壤-微生物界面互作过程与作用机理已成为土壤学最活跃、最敏感的研究领域。例如,2009年,《Plant and Soil》对地下根际研究给予专刊报道,并指出未来根际生态研究面临的诸多挑战(Dessaux *et al.*, 2009)。另外,为纪念根际概念提出100周年,同时也为了推动和交流根际研究成果的最新进展,2004年9月在Hiltner教授的故乡,同时也是他工作并提出根际概念的慕尼黑工业大学召开了第一届国际根际研讨会,系统总结了根际研究的进展与未来发展方向。随后分别在法国蒙彼利埃、澳大利亚珀斯、荷兰马斯特里赫特举行了第二届(2007)、第三届(2011)、第四届(2015)国际根际大会。2016年3月,聚焦植物科学最新研究趋势的国际学术期刊《Trends in Plant Science》发表专刊《Unravelling the Secrets of the Rhizosphere》,指出通过破解根际的秘密,才能更好地理解植物、微生物、土壤等非核心单元间的复杂作用,并提升对根系发育生物学和微生物信号传导的认知。2018年1月,国际知名学术期刊《Plant and Soil》再次对“root ecology”进行了专刊报道,并对根系生态五大科学前沿进行了系统的总结和归纳(Erktan *et al.*, 2018)。此外,随着根际研究重要性的日益突出,2016年Elsevier出版社针对植物根系-土壤相互作用研究专门创建了根际研究领域学术期刊《Rhizosphere》,主要刊登有关植物根系、土壤生物、养分和水分之间相互作用等方面的最新研究进展,旨在深化对植物根系与土壤相互作用与调控机理的认知。可以说,根际研究一直以来都是国内外环境生物学、植物学、植物生理学、土壤学、微生物学、生态学、遗传学和分子生物学联合研究的热点领域,并成为当前森林土壤学与全球气候变化研究的核心交汇与学科交叉前沿。

根系分泌物(root exudate)作为植物根系-土壤界面物质能量交换和信息传递的重要载体物质,是构成根际微生态系统活力与功能特征的内在驱动因素,是Hiltner教授所提出的根际概念及相关的根际生态过程存在的前提和基础(张福锁和申建波, 1999)。根系分泌物是指植物在生长过程中,通过根系不同部位主动或被动向周围土壤持续释放大量的有机物的

总称,是一种复杂的非均一体系(吴林坤等, 2014)。根系分泌物成分众多,数量各异,目前对于植物根系分泌物还没有一个公认的、确定化的定义。例如,一些研究者根据根系分泌物释放机理将其划分为分泌物(secretion, 主动释放)和渗出物(exudation, 被动扩散)(Uren, 2000; 吴林坤等, 2014)。在现代科学实践中,考虑到现有的根系分泌物收集方法很难准确识别根系分泌物释放机理,为了研究方便,结合根系分泌物化学特性,一些学者将根系分泌物组分为三大类: 1)低分子量物质(分子量< 1000 Da)主要包括有机酸、酚酸、氨基酸、多肽、可溶性糖、可溶性蛋白、植物激素、维生素,以及 OH^- 、 H^+ 、 Na^+ 等离子; 2)高分子量物质(分子量> 1000 Da),主要包括黏胶物质、黏液、边缘细胞、根冠细胞、未形成细胞壁的表皮细胞、聚多糖、多糖醛酸、胞外酶等。高分子量物质尽管成分比较单一,却占据了根系分泌物中的很大比例; 3)细胞脱落物,包括脱落的根冠细胞、根毛与细胞碎片(张豆豆等, 2014)。狭义的根系分泌物主要包括植物通过溢泌作用释放到土壤中的低分子可溶性物质,这部分物质也是目前根系分泌物作用和功能研究主要关注的对象。根系分泌物作为植物、土壤和微生物三者间的桥梁,在植物主动适应和被动防御外界环境变化中具有重要的作用与功能,主要包括: (1)调控土壤生物地球化学循环关键过程(如养分循环); (2)改变土壤结构形成(如土壤团聚体); (3)释放防御性物质参与化学干扰(化感作用); (4)环境污染物修复(如缓解或者消除金属毒害和污染); (5)释放化学信号物质建立植物-微生物、微生物-微生物之间的对话与交流; (6)选择塑造根际微生物群落组成、活性与分布(Bais *et al.*, 2006; Oburge & Jones, 2018)。

近年来,随着研究方法和新技术的不断发展,众多研究者在根系分泌物释放机制、收集方法、化学组分分析、根系-微生物信号分子识别与交流、养分利用效率与定向调控等方面进行了广泛的研究(van Dam & Bouwmeester *et al.*, 2016; Warren, 2016),极大地推进了人们对地下根际世界的认识。相关研究结果在指导生物入侵防控、化感/连作自毒作用、作物间套作模式构建、生物修复以及胁迫环境响应等方面发挥了重要作用(Sun *et al.*, 2016)。然而,传统的根际过程研究更突出区域特点和以实际生产问题为导向,加之农作物易塑造模式植物,作物生长

周期较短,根系分泌物收集方便等诸多原因,以往对植物根系分泌物的研究主要聚焦在农业生态系统。目前有关根系分泌物在森林生态系统中的重要生态作用与调控反馈机制研究甚少,一定程度上限制了对森林地下生态过程及其对环境变化响应的新认识。因此,重视和提升森林生态系统根系分泌物-土壤-微生物互作过程及其生态重要性研究,已经成为全球气候变化下土壤生态学的重要内容。本文作者结合自身研究工作进展和当前根系分泌物研究领域前沿动态,重点综述了森林根系分泌物研究目前存在的主要问题与不足,在此基础上展望了未来森林根系分泌物生态学研究中值得关注的重点方向和研究内容,以期深化森林根际生态学过程的新认识及其理论体系发展提供科学基础。

1 森林根系分泌物在土壤过程和功能中的生态重要性

随着对森林根系功能认识的不断深入和技术的发展,根系活动在调控森林土壤功能和养分代谢过程中的重要作用已成为地下生态学研究的关注点(Cheng *et al.*, 2014),并使得传统的植物-土壤互作反馈模型受到了诸多挑战。过去,传统的植物-土壤互作反馈模型主要考虑凋落物输入和分解对土壤物质循环过程的影响,更多地把根系当作植物获取养分和水分的大门。然而,作为连接植物与土壤的关键纽带,根系除了吸收养分、水分和固定地上部分之外,还可通过合成与分泌多种化合物、细根周转与菌根共生等一系列生命活动来调控土壤养分循环过程(Moore *et al.*, 2015; Laliberté, 2017)。例如,植物通过根系向周围土壤释放供微生物直接利用的一系列低分子含碳(C)化合物(如有机酸、糖类、酚类和氨基酸等)。这些化合物可为土壤微生物提供重要且丰富的C源和能源,从而有效地改变土壤微生物的生物量和活性,深刻地影响土壤有机质分解和养分代谢等微生物过程,并在一定程度上决定了根际微生态系统C动态、能量流动以及矿质养分代谢过程(Dijkstra *et al.*, 2013; Wutzler & Reichstein, 2013)。Finzi等(2015)通过meta分析与模型模拟发现,虽然根系分泌物输入仅占森林初级生产力的5%左右,但根源C输入对温带森林土壤C-N矿化过程的贡献率却高达33%左右,在调控土壤有机质分解与养分循环过程中发挥着与其数量和比例明显不相符的重

要作用和功能。因此,森林根系已成为地下生态过程研究的核心对象,而根源C输入所介导的土壤生物地球化学循环过程及其生态反馈效应则是森林生态系统养分物质周转的关键环节。

伴随着全球气候变化和土地利用方式改变,森林类型、物种组成、根系生长以及菌根特征变化都直接影响根系C源输入通量及其介导的根际土壤生物地球化学循环过程,进而深刻反馈于森林生态系统群落结构和生态功能。随着全球气候变化下植物根系-土壤-微生物互作过程及其生态反馈效应的重要性日益凸显,众多研究者已在《Science》《Nature》《New Phytologist》等国际知名刊物上提出,未来地下生态学研究应重视从植物生理视角出发(Högberg & Read, 2006; Klein *et al.*, 2016; Laliberté, 2017),并聚焦于以根系生命活动为核心的根际生态过程与土壤生物地球化学循环过程的耦合研究(图1),即充分考虑以根系分泌物输入所驱动的土壤碳-养分循环过程或根际激发效应(Cheng *et al.*, 2014; 孙悦等, 2014; Zhu *et al.*, 2014)。相应地,森林根系分泌物介导的根际土壤碳-养分循环过程及其对环境变化的响应已成为当前森林地下生态学研究的重要方向。

2 森林根系分泌物与土壤生态过程的耦合效应及其调控机制的认知有限

纵观现有森林根系分泌物作用与功能研究,主要集中于根系分泌物作为微生物C源所驱动的土壤碳-养分循环过程及其生态反馈效应等方面。近十多年来,依赖于多学科的前沿交叉和新技术的广泛应用,当前对森林根系分泌物输入特征及其诱导的土壤生物地球化学循环关键过程研究已取得较大进展和突破(Phillips *et al.*, 2011; Yin *et al.*, 2013; Tückmantel *et al.*, 2017)。但受制于根际微系统复杂的时空异质性,以及研究方法和技术的限制,目前森林根系分泌物研究依然存在诸多挑战和不足,主要表现在以下几方面。

2.1 缺乏有效的森林根系分泌物原位收集方法与技术

长期以来,研究者们一直致力于探索和创新植物根系分泌物收集方法与技术。例如,针对人工控制条件下(实验室组培、沙培或水培等)的农作物、蔬菜和草本植物等短生长周期植物,建立了土培收集、水(溶液)培养收集、基质(蛭石、砂、琼脂等)

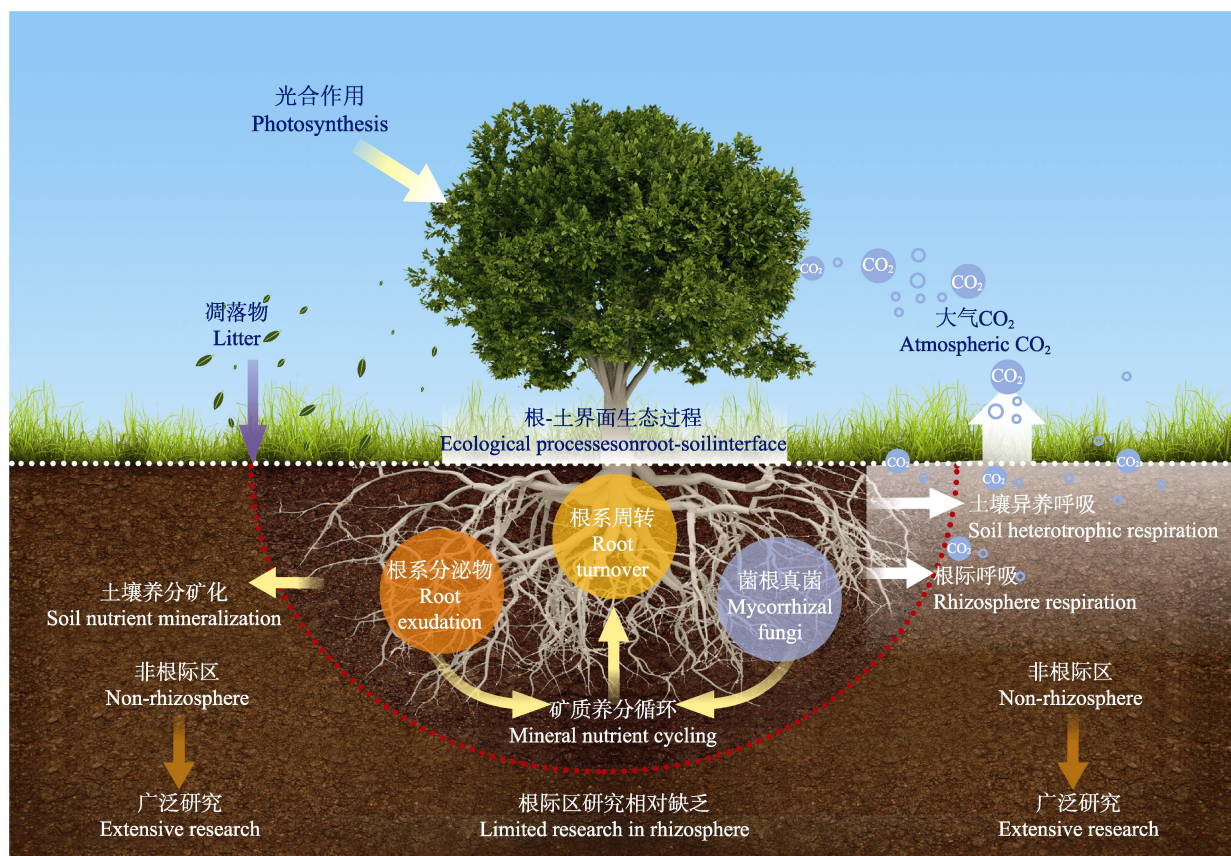


图1 全球气候变化背景下森林生态系统根际生物地球化学循环过程研究框架图。

Fig. 1 Conceptual framework of rhizosphere biogeochemical processes in forests under global climate change.

培养收集等方法(Neumann *et al.*, 2009), 但是这些方法都不太适用于森林多年生木本植物根系分泌物的收集(Sun *et al.*, 2016; Warren, 2016)。此外, 目前所开展的少量森林根系分泌物收集研究大多仅停留在植株水平上, 且试验对象多为人工控制条件下的移栽幼苗(Sandnes *et al.*, 2005; Yin *et al.*, 2013)。相应地, 关于森林样地乃至生态系统尺度上森林根系分泌物原位收集的研究报道甚少。然而, 由于根系分泌物无论是种类或是数量均对周围环境条件(如土壤养分状况、物理损伤)十分敏感, 使得人工控制条件下获得的根系分泌物输入结果与野外实际状况存在较大差异, 限制了对森林根系分泌物输入特征、动态规律及其作用与生态功能的深入认识。基于此, 近年来一些学者构建了森林根系分泌物的原位收集方法(Phillips *et al.*, 2008; Yin *et al.*, 2014), 这些收集方法操作相对简便, 无需移栽植物, 能较真实地反映自然条件下植株根系分泌物的质量和数量, 但仍然存在诸多不足: (1)野外自然状态下无菌条件较难控制, 难以避免树木根系和微生物对根系分泌物中

养分物质的吸收, 导致获得的根系分泌物组分与含量与实际野外状况存在一定的差异(Warren, 2016); (2)不同树种根系形态和土壤特性表现出明显的时空异质性, 现有的收集技术很难保证在不破坏根系正常生长的情况下有效收集不同形态特征根系的分泌物。因此, 根据特定的研究目标和野外实际状况, 不断创新和完善森林根系分泌物原位收集方法是该研究领域一个长期探索和逐渐完善的过程, 也是未来森林根际生态学研究需要着力攻关的重点技术问题(Tückmantel *et al.*, 2017)。

2.2 忽略了森林根系分泌物不同组分及其伴随的C:N化学计量特征所驱动的生态效应研究

尽管根系分泌物输入在森林土壤生物地球化学循环过程中的重要调控作用已获得了广泛认可和极大关注, 但目前绝大多数研究只关注分泌物总C输入对土壤过程和功能的影响(Drake *et al.*, 2011; Phillips *et al.*, 2011; Finzi *et al.*, 2015), 而忽略了对森林特异性根系分泌物化学组分及伴随的C:N化学计量特征对土壤生态过程与调控机理的系统性研

究。这种忽略将极大地限制对森林根系-土壤-微生物互作过程及其生态重要性的深入认识, 主要体现在如下两个方面: (1)根系分泌物种类繁多, 数量差异大, 既有糖、蛋白质和氨基酸等初生代谢产物, 又有有机酸、酚类等次生代谢产物。不同根系分泌物组分由于其化学特性和能量有所差异, 进而对土壤C、N转化过程具有不同的效应(Zhu & Cheng, 2012; Keiluweit *et al.*, 2015; Yuan *et al.*, 2018)。(2)根系分泌物主要为一系列含C化合物, 其C:N通常高于根际土壤微生物的C:N (Cleveland & Liptzin, 2007)。植物根系和土壤微生物(如微生物合成、生长和胞外酶释放)对根际有效N的获取和激烈竞争, 导致根际区通常成为C过剩而N强烈受限制的区域(Kuzyakov, 2002)。相应地, 根际微生物利用根系分泌物生长和合成胞外酶的能力严重地受根系分泌物N含量制约, 从而反过来调控根际微生物介导的土壤生物地球化学循环过程及其对森林结构和功能的生态反馈效应。因此, 森林根系分泌物N含量或C:N化学计量特征成为驱动根际微生物群落组成和活性的重要调控因子。此外, 在叠加气候变化后, 森林根系分泌物含量、化学组分及其伴随的C:N化学计量特征变化进一步使原本知之甚少的根际生态学过程变得更为复杂。因此, 全球气候变化条件下森林根系分泌物组分C:N化学计量特征变化与土壤生态过程的偶联效应已成为一个十分重要但认知又极度缺乏的研究课题(Drake *et al.*, 2013)。比如, 森林根系分泌物不同化学组分所驱动的土壤碳-养分通量过程与作用机理差异, 根系分泌物对土壤碳-养分微生物过程的影响效应与其C:N化学组分计量阈值范围的关联。

2.3 忽略了森林根系分泌物介导的土壤碳-养分循环过程的非生物作用机制研究

目前有关根系分泌物所驱动的土壤碳-养分矿化激发效应的研究主要聚焦于微生物作用过程, 其核心观点如下: 根系分泌物输入给土壤微生物提供有效的生物可利用能源, 并伴随着根际微生物活性和胞外酶产量的增加, 从而刺激和激发土壤有机质(SOM)分解和养分循环(即传统的“微生物共代谢”假说, 图2A) (Wutzler & Reichstein, 2013; Zhu *et al.*, 2014; Finzi *et al.*, 2015)。然而, 近年来一些研究表明植物根系分泌物输入也可通过间接的非生物作用过程(如保护态C活化、微生物对有机C的可接近性等)在驱动土壤碳-养分循环根际激发效应中具有重要

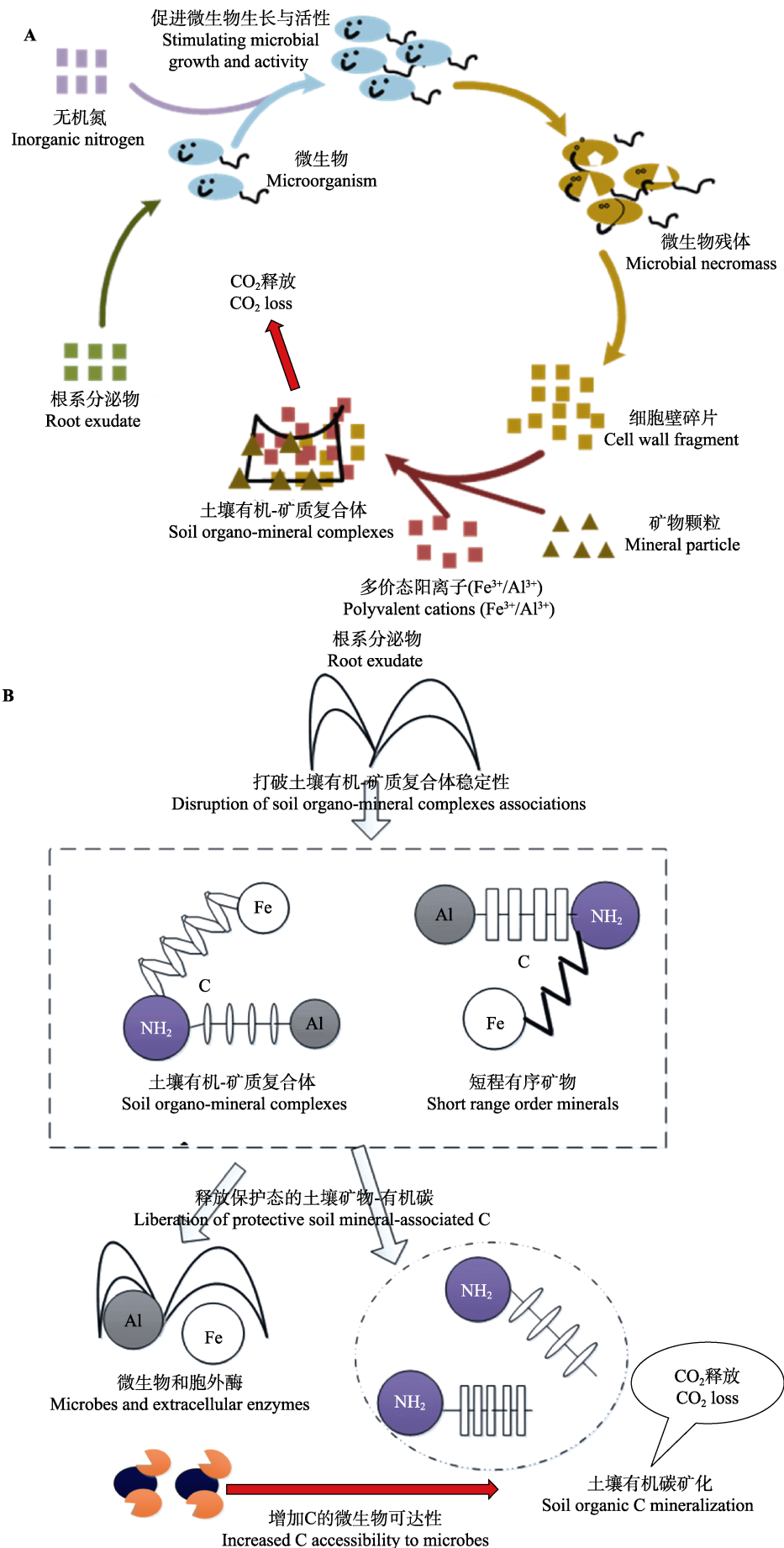
的作用。例如, Keiluweit等(2015)发现根系分泌物(草酸)输入后, 通过配位络合作用和溶解反应等物理化学作用, 破坏或者降低了土壤有机-矿质复合体界面的稳定性, 从而将土壤中保护态C从土壤有机-矿质复合体中释放出来供微生物分解和利用(即打破空间隔离效应而增加了保护态C的微生物可达性)(图2B)。

类似地, Kemmitt等(2008)开创性地提出了一种调控闸门假说(Regulatory Gate Hypothesis)来阐释SOM分解与矿化的关键调控过程。该假说将SOM分解分为两个重要阶段。**I阶段:** 生物不可利用SOM转化为生物可利用SOM阶段。该阶段主要受一些非生物作用过程所调控(如有机质解吸附、配位络合作用、保护态C活化/溶解、土壤孔隙水中有有机C迁移扩散等), 而与微生物生物量、群落结构或特异性活性无关。**II阶段:** 生物可利用SOM在微生物作用下的矿化分解阶段。生物可利用SOM在土壤微生物和胞外酶的作用下进行分解和矿化, 并通过CO₂释放到大气中。该阶段SOM矿化或者激发主要受微生物作用调控, 这也是目前研究的主要聚焦点(图3)。该假说暗含着SOM分解与矿化整个过程, 同时受不同的非生物与微生物作用过程调控。

这些结果表明根系分泌物并非仅通过给土壤微生物生长提供能源和C源这一途径来调控土壤生态过程, 非生物作用过程在根系分泌物所驱动的土壤碳-养分循环过程中也起着至关重要的作用, 并对传统的“微生物共代谢”理论提出了巨大的挑战。最新的观点认为: 根系分泌物介导的土壤碳-养分循环过程应同时受生物与非生物两种作用机制共同驱动, 但两种作用机制的相对贡献大小可能受根系分泌物输入、供试土壤特性以及环境条件等因素影响(Yin *et al.*, 2016; Jilling *et al.*, 2018)。然而, 目前有关微生物/非生物作用机制对根系分泌物诱导的土壤碳-养分循环过程影响效应缺乏更多直接的试验证据(Tan *et al.*, 2017; Yuan *et al.*, 2018)。因此, 求证和量化微生物/非生物作用过程对根系分泌物驱动的土壤生物地球化学循环过程的相对贡献与调控机理已成为一个十分重要但认知又极度缺乏的研究课题。

2.4 菌根真菌共生增强了森林根系-土壤-微生物互作过程的复杂性和不可预知性

菌根是由土壤真菌与植物根系形成的一种互惠



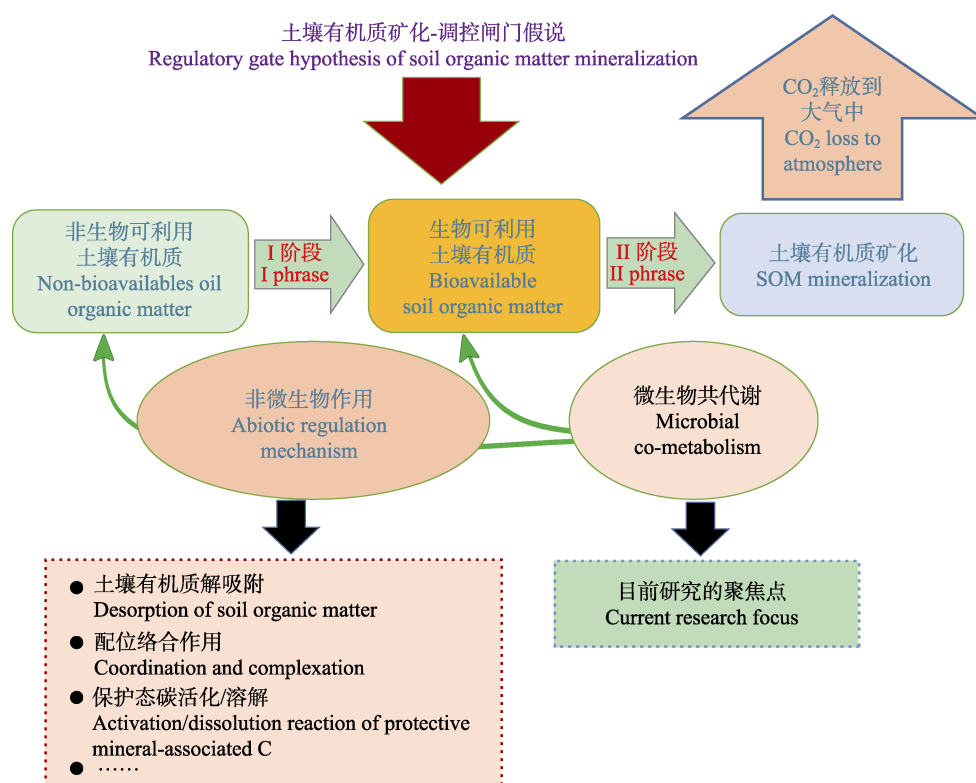


图3 调控闸门假说概念框架图。I阶段: 生物不利用土壤有机质(SOM)转化为生物可利用SOM; II阶段: 生物可利用SOM在微生物作用下发生的矿化分解过程。

Fig. 3 Diagrammatic representation of the Regulatory Gate Hypothesis. I phrase is the abiological transformation of non-bioavailable soil organic matter (SOM). II phrase is the biological mineralization of bioavailable SOM.

共生体, 广泛分布于不同的陆地生态系统中, 目前已发现80%以上的陆生植物与真菌形成菌根, 主导了根际区土壤复杂有机物合成、根系C输入-矿质养分转运和交换等关键生态过程(Klein *et al.*, 2016; Luginbuehl *et al.*, 2017)。丛枝菌根(AM)和外生菌根(ECM)是森林生态系统中普遍存在的两种菌根类型, 对于温带和北方森林而言, 几乎所有的植物根系表面都有真菌附着, 形成所谓的外生菌根, 并通过产生大量的外延菌丝(以下简称菌丝)在土壤中形成庞大、功能多样的菌丝网络系统(Smith & Read, 2008)。

森林植物将大量光合作用固定的C分配到地下

根系并转移到土壤(即根源C), 其转移途径除了通过根系分泌物和细根周转进入到周围土壤中(即根系途径), 还可通过将光合产物或合成的含C化合物转移到菌丝中, 然后由菌丝输入到土壤中(即菌丝途径)(Treseder & Holden, 2013; Terrer *et al.*, 2018)(图4)。此外, 菌丝也可作为土壤动物和微生物的一种重要的食物来源, 进而调控土壤微生物活性与微生物群落特征(Wallander *et al.*, 2011)。因此, 菌丝被认为是森林生态系统中除根系途径之外C源进入土壤的另外一个重要通道(Wallander *et al.*, 2011)。由于森林根系和菌丝C源具有截然不同的生物化学特性

图2 根系分泌物诱导的土壤碳(C)矿化或根际激发效应机理。A, 传统的微生物共代谢机理——根系分泌物输入后主要促进微生物生长和活性, 并伴随着土壤C矿化加快。B, 新提出的根际激发效应机理——大量土壤C由于矿物保护而不能被微生物直接利用, 根系分泌物输入后通过络合作用和溶解反应等非微生物过程打破或者降低有机-矿质复合体稳定性, 将保护态C释放出来而增加了保护态C的微生物可达性。

Fig. 2 Proposed mechanisms for the exudate-induced acceleration of the microbial mineralization of soil organic carbon in the rhizosphere (i.e., rhizosphere priming effects). A, The traditional view is that root exudate compounds stimulate microbial growth and activity via co-metabolism, and so increase the overall physiological potential of the decomposer community for carbon mineralization. B, The alternative mechanism proposed here takes into account that large quantities of soil C are inaccessible to microbes owing to associations with mineral phases. Root exudates that can act as ligands effectively liberate C through complexation and dissolution reactions with protective mineral phases, thereby promoting its accessibility to microbes and accelerating its loss from the system through microbial mineralization.

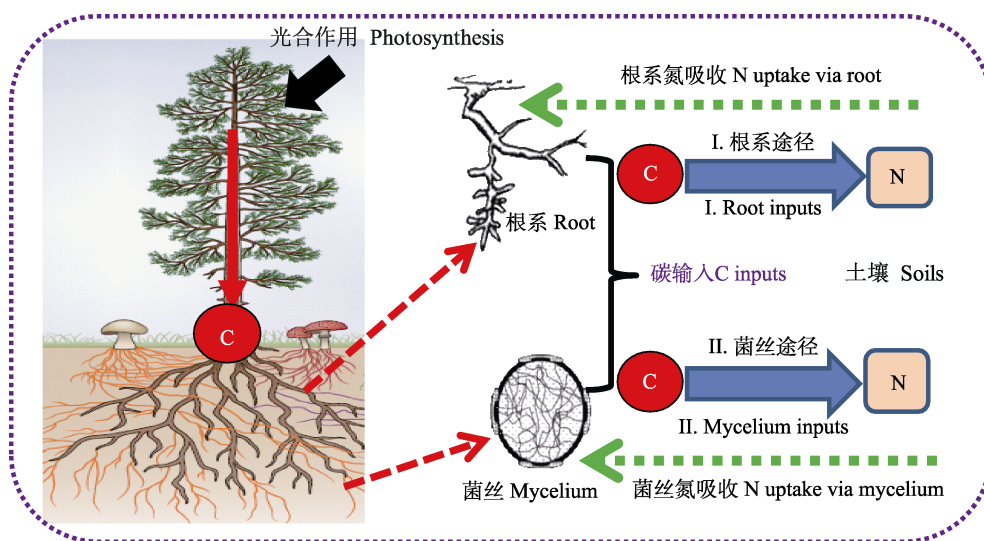


图4 森林生态系统地下根源碳(C)输入到土壤中两种途径的示意图。

Fig. 4 Two pathways of root-derived carbon (C) input (i.e., root- and mycelium-derived C) to soils in forest ecosystems. N, nitrogen.

和周转速率,因而深刻地诱导差异化的土壤C动态变化与养分循环过程。因此,ECM共生使得原本认知有限的森林地下根系-土壤-微生物互作过程及其生态反馈效应变得更为复杂和不可预知。然而,现有的试验研究和理论模型大都将根系和菌丝生长视为一个整体进行考虑(Wallander *et al.*, 2013),而缺乏进一步区分和精准辨识森林根系/菌丝C源输入途径对土壤生态过程和功能的差异化影响,导致对森林根系-土壤-微生物互作过程及其作用机理依然缺乏足够的认知和理解。

3 研究展望

3.1 森林根系分泌物研究的原位技术体系构建与提升

根系分泌物的研究方法与技术体系构建始终是森林根际生态学研究的前沿和难点之一。精确的仪器、先进的技术和严谨科学的方法为森林根系分泌物生态学研究带来了新的发展与机遇。近年来,尽管根系分泌物在研究方法与技术上取得了长足的进步,但研究过程中仍然面临着诸多挑战和难点。展望未来,创新和发展新的研究技术体系依然是森林根际生态学未来研究的重点工作内容。

3.1.1 构建和完善根系分泌物的原位收集研究方法

现有的森林根系分泌物收集与生态学效应研究的主要研究对象为控制条件下的单一移栽幼苗,而

有关森林生态系统根系分泌物原位收集的研究甚少。然而,正如前文所述,除了生长环境会影响植物根系分泌物输入的数量与质量之外,野外自然条件下树种内/种间互作(竞争、协作)也可能深刻地影响森林根系分泌物的分泌模式与动态变化(Yin *et al.*, 2018),导致无法将室内或纯人工控制系统条件下的单一树种根系分泌物试验结果外推于野外自然条件,限制了对森林根系分泌物输入特征和动态规律的深入认识。近年来,相关学者逐渐构建了一些森林根系分泌物原位收集技术体系,一定程度上解决了野外收集的困难,但现有原位收集技术还是存在诸多不足,如仍无法避免树木根系和微生物对根系分泌物成分的吸收,且无法实现根系分泌物的原位动态收集(Warren, 2016)。因此,根据特定的研究目的和实际情况,研发可操作性强且能尽可能地准确真实反映森林树种根系分泌物状况的原位、动态、实时收集方法与技术,将是该研究领域未来的一项重要工作。

3.1.2 完善根系分泌物组分的现代分析方法

精确分析根系分泌物化学组分和含量是深入开展根系分泌物作用与功能研究的前提,也是森林根系分泌物研究的重点内容(Haichar *et al.*, 2014)。根系分泌物组分繁多,各组分含量较低,且极易被微生物降解,这对根系分泌物化学组分定性和定量精准分析提出了较大的挑战,迫切需要建立可行、高效、稳定的根系分泌物分离纯化和鉴定方法,为森

林根际生态学研究提供技术支撑。目前对于根系分泌物的分析通常采用有机溶剂萃取并结合高效液相色谱法、气相质谱法等进行定性定量测定(Xia *et al.*, 2012; Strehmel *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2018)。虽然这些方法的广泛运用很大程度上促进了根系分泌物的研究,但这些技术本身还是存在诸多局限性。例如,这些方法不但耗时,而且所鉴定出的根系分泌物组分仅占根系分泌物种类中的一小部分,而造成很大一部分化学组分信息缺失。同时,已有分析方法也主要关注根系分泌物中含量较高或者具有重要功能的一些化学组分(如有机酸),而忽略了根系分泌物中含量较低但可能具有同等重要作用的一些特异性组分(如根系-微生物界面的信号化学物质)。此外,现有的根系分泌物组分分析方法无法实现野外原位实时动态检测,导致收集的根系分泌物样品在带回实验室等待测试的过程中极易遭受微生物污染,使得测定的样品组分和含量与实际野外状况存在较大的差异。因此,亟需结合代谢组学、蛋白质组学、生物传感器、比率荧光化学传感器等新技术,针对不同根系分泌物化学组分建立高效、完善的现代分析方法和产品,以便及时准确地获取森林根系分泌物输入的定性和定量的关键信息(Fuhrer & Zamboni, 2015; Martinière *et al.*, 2018)。

3.2 加强森林根系分泌物输入时空分布格局与根际土壤微生物特征的关联研究

森林地下根际是土壤生物地球化学循环过程的热点区域,并受土壤特性、环境条件(如温度)、根系分泌物组分特性、根系特征等多种因素影响,使得根际区土壤物理、化学和生物学特征表现出高度的时空异质性(Hinsinger *et al.*, 2005)。然而,受研究方法和手段的限制,现有根际模型和试验研究大多将根际区域简单视为一个均一体,很少考虑根系分泌物输入数量与质量的时空分布格局变化及其介导的土壤异质性差异,极大地限制了在细微尺度上对森林根系活动-土壤界面过程与调控机理的认识与理解(Preece *et al.*, 2018)。结合森林根际生态过程目前的研究进展和国际前沿动态,如下几个研究方向和内容在未来森林根系分泌物生态学研究中值得重点关注。

3.2.1 重视根际区水平方向上根系分泌物输入异质性研究

目前众多研究将森林根系分泌物在根际区的输

入视为均一体,几乎都未考虑根系分泌物数量与质量在根际区沿距离梯度上的异质性。实际上,受树种根系(菌根)特征和不同分泌物组分释放距离远近的影响,根表不同距离所释放的根系分泌物组分和含量存在较大差异,相应地微生物群落结构、数量与分布也随距离远近表现出高度的异质性(Darrah, 1991; Holz *et al.*, 2018)。然而,目前森林根际土壤取样通常采用抖落法或者取离根表面一定范围的土壤统一作为根际土,这种传统的取样方法很大程度上掩盖了根际土壤特征在距根系不同距离所呈现出的高度异质性,限制了森林根际生态学研究及其理论体系的发展。因此,未来研究应结合先进的技术手段(如C同位素标记)和完善的根际土壤取样方法,加强森林根系-土壤界面中不同距离梯度上根系分泌物输入特征差异及其与根际土壤特征的关联性原位研究。

3.2.2 加强根际区垂直方向上根系分泌物输入异质性研究

目前森林根系分泌物输入主要考虑表层土壤(0–15 cm),而有关深层土壤中的根系分泌物输入信息几乎一片空白。然而,由于不同深度土壤层物理、化学和生物学特性存在较大差异,导致森林树种在不同土壤层可能采取差异化的根系C投入-养分收益策略,进而根系分泌物输入特征在不同土壤层深度表现出差异化的垂直分布格局(Tückmantel *et al.*, 2017; Shahzad *et al.*, 2018),并进一步深刻调控土壤有机质分解与养分矿化过程。因此,未来研究应加强森林根系分泌物在土壤层垂直方向上的输入特征及其主要影响因素研究,以丰富森林根系分泌物输入对深层土壤C根际激发效应与土壤C库动态的认识。

3.2.3 深化根系分泌物输入特征季节动态变化规律研究

受森林根系分泌物野外原位收集方法、操作可行性等诸多因素限制,目前森林根系分泌物输入速率及其通量的研究主要集中在生长季节,而非生长季的研究甚少。这类研究的缺乏导致对森林根系分泌物输入通量动态规律缺乏基本的了解,并影响生态系统尺度上对森林根系分泌物输入通量的准确估算。考虑到森林根系分泌物主要源自植物地上光合C产物的分配,而不同季节环境因子(如温度、光强等)深刻地控制着森林根系分泌物的种类、含量与通

量等(Yin *et al.*, 2014; Nakayama & Tatenno, 2018)。因此, 未来研究应结合野外长期试验与同位素标记等技术手段, 加强森林根系分泌物输入动态特征(包括日动态、季节动态等)与树种物候、生理、外界环境条件的偶联关系研究, 以丰富对森林根系分泌物季节动态变化规律及其主导因素的认识。比如, 森林根系分泌物生长季与非生长季输入通量大小及其相对贡献如何? 控制树种根系分泌物释放通量大小的主要生物与非生物因素有哪些? 地上叶片光合产物产生与地下根系分泌物释放时间动态是否同步? 如果不同步, 二者相差时间多长? 目前对上述基本信息的了解几乎一片空白, 未来研究应加强对森林根系分泌物输入动态规律及其调控因素的研究, 这些信息对于森林生态系统地下C通量估算和根际土壤碳-养分循环过程模型构建均具有重要作用。

3.2.4 强化不同根级/功能模块与根系分泌物输入特征关联性研究

受研究方法和野外条件限制, 目前森林根系分泌物收集通常将一定直径范围内的细根视为一个整体考虑, 而很少关注根系不同形态和区域根系分泌物输入数量与质量的差异(Proctor & He, 2017)。然而, 近年来人们逐渐认识到, 由于树木细根具有高度的结构和功能异质性, 采用传统简单的基于某一直径阈值(即直径法)的研究方法很难全面准确地揭示细根功能特征变化规律。相应地, 根系分级以及功能模块方法近年来在细根结构与功能研究中逐渐引起重视并得到广泛应用(Pregitzer *et al.*, 2002; Guo *et al.*, 2008)。研究者按照根的分枝等级将传统意义的细根(直径2 mm以下)划分出不同等级, 并进一步根据根级之间的差异性以及相似性将细根划分为不同功能模块, 通常1–2级细根由于直径较细, 组织N含量较高, 新陈代谢旺盛, 皮层较厚, 易被菌根真菌侵染而主要承担养分和水分吸收功能(即吸收根); 3–5级细根由于直径较粗, 组织N含量低, 真菌侵染率低, 有明显的次生结构而主要承担养分和水分运输功能(即运输根)(McCormack *et al.*, 2015)。不同根级/功能模块其解剖结构、形态构型、化学组成和生理功能等特征差异势必会深刻影响和调控其根系分泌物的数量与质量。然而, 目前关于森林不同根系功能模块/根级与根系分泌物输入特征的关联目前未见报道, 尤其在叠加菌根侵染这一要素后, 一定程度上限制了对森林根系生态功能的认识与根际生

态学理论的拓展。相应地, 从细微尺度上加强森林不同根级/功能模块根系分泌物输入特征差异与土壤过程的偶联研究是未来森林根际生态学优先研究的重要领域。

3.3 加强森林根系分泌物介导的土壤生物地球化学循环过程作用机理研究

由于森林根系分泌物输入在土壤有机质分解和养分循环过程中具有十分重要的调控作用, 根系分泌物所介导的土壤碳-养分循环过程激发效应一直是土壤生态学研究的核心内容。但受制于根际微系统复杂的时空异质性以及研究方法和技术的限制, 目前该领域相关研究主要处于生态效应现象探究阶段, 而相对缺乏细微尺度上根系分泌物输入对土壤碳-养分循环过程作用机理的深入揭示, 尤其在全球气候变化背景下。目前人们对森林根系-土壤-微生物互作过程及其对环境变化的响应机理依然缺乏足够的认知和理解, 未来应从以下几个方面加强森林根系分泌物对土壤碳-养分循环过程影响的作用机制的研究。

3.3.1 深化森林根系分泌物对土壤碳-养分循环影响的微生物与非生物作用过程研究

土壤碳-养分循环过程一直是土壤微观机理研究始终关注的重要问题和热点, 而根际又是土壤微观机理研究的重要区域。目前大部分关于森林根系分泌物对土壤碳-养分通量所诱导的生态效应研究主要聚焦于微生物共代谢过程。然而, 近年来相关研究证实了根系分泌物也可通过间接的非生物作用过程影响土壤有机-矿质复合体稳定性, 并深刻地调控土壤碳-养分循环过程, 这对传统的“微生物共代谢”理论提出了巨大的挑战。因此, 非生物作用过程近年来已经成为根际土壤碳-养分循环过程研究的热点方向(Keiluweit *et al.*, 2015; Jilling *et al.*, 2018; Yuan *et al.*, 2018), 未来该领域研究应加强与土壤学、微生物学、土壤界面化学等学科的交叉, 并利用当前先进技术(如同步辐射近边精细吸收光谱(NEXAFS)、扫描透射X射线显微技术(STXM)等), 求证和量化微生物/非生物作用过程对根系分泌物驱动的土壤生物地球化学循环过程的相对贡献与主导因素。比如, 什么情况下微生物作用过程起主导作用, 而又在什么情况下非生物作用过程反而贡献更大。

3.3.2 重视森林根系/菌根C输入对土壤碳-养分循环的影响差异与作用机理研究

ECM和AM是森林生态系统中广泛存在的两种菌根类型,它们在森林生态过程和功能中的重要调控作用已得到了广泛的认知和关注(Laliberté, 2017),但由于受根际微系统复杂的时空异质性以及研究方法和技术的限制,现有的试验研究和理论模型大都将根系和菌根视为一个整体进行考虑(Wallander *et al.*, 2013)。大量研究结果已表明,森林菌根通过外延菌丝可向土壤输入不同于根系途径的含C化合物和胞外水解酶,并诱导激发特异化的土壤碳-养分微生物代谢过程,该过程被称为菌丝际激发效应(Meier *et al.*, 2015)。例如,Zhang等(2018b)采用不同孔径的内生长管(从物理上原位区分根系和外延菌丝各自的作用),研究了西南亚高山针叶林根系/菌丝C输入对土壤C库动态的影响效应差异。结果发现,外延菌丝C输入途径对土壤中新C的贡献(~65%)远高于根系C输入途径(~35%)。进一步分析发现,虽然来源于菌丝/根系的新C输入诱导了相似的激发效应方向,但外延菌丝C输入诱导了更大的激发效应强度,约为根系C输入激发效应强度的2倍;相似地,亚高山针叶林菌丝C输入对土壤N矿化的促进作用贡献约80%,而根系C输入的相对贡献仅为20%左右(Zhang *et al.*, 2018a)。这些结果表明,菌丝C在森林土壤碳-养分循环过程中具有非常重要的作用,未来森林土壤碳-养分循环过程及土壤生物地球化学循环模型构建应充分重视和考虑菌根真菌外延菌丝所介导的生态学作用。然而,现有研究仅停留在菌丝/根系C输入对土壤生物地球化学循环过程影响的现象探究阶段,而有关不同C源输入对土壤过程的作用机理研究目前还未见报道。因此,全球气候变化条件下森林细根/菌根不同途径C输入对土壤生物地球化学循环过程的生态学效应与作用机理差异已成为根际生态学研究领域一个十分重要但认知又极为缺乏的研究课题,势必将成为森林根际生态学过程研究的核心界面和新热点。

3.3.3 关注森林根系分泌物对土壤磷(P)循环过程的影响效应与作用机制研究

由于土壤颗粒对P的吸附和固定,P在土壤中的移动性很差,只能通过扩散方式到达根系表面,导致植物对土壤有机P的利用非常有限。相应地,土壤P对植物生长的限制是森林生态系统中较为普遍的

一种现象。如何促进P循环并提高P的有效性对维持森林生态系统结构和功能的稳定性具有重要的意义,也是森林土壤生态学研究的一个重要内容(Finzi *et al.*, 2015)。然而,现有森林根系分泌物对土壤生物地球化学循环过程的研究主要集中在土壤C、N转化过程,而对P循环的生态学效应与作用机制研究和直接试验证据甚少。事实上,根系分泌物对土壤P循环具有重要的调控效应。一方面,根系分泌物中低分子化合物输入(如有机酸)可通过螯合和pH促进的P可溶性而提高土壤P有效性;另一方面,根系分泌物可通过释放磷酸酶而直接裂解束缚在SOM中的有机P供植物利用,从而使得根际范围区表现出明显的P耗竭现象(Cleveland *et al.*, 2013)。此外,由于森林菌根外延菌丝通过形成庞大的菌丝网络,有效地扩展了根系的可达范围,外延菌丝所占据的土壤空间远远大于根系所占据的土壤空间,使得外延菌丝活化难溶性磷酸盐的量可能高于根系的活化量。同时,森林菌根外延菌丝是磷酸酶释放的重要位置,进而把难溶性的P转化为可直接被植物根吸收利用的可溶性P,对土壤有机P活化具有重要的调控作用(Cairney, 2012)。因此,未来研究还需要重点关注全球气候变化背景下森林菌根/外延菌丝分泌物变化对土壤P循环所诱导的激发效应与作用机理研究。

3.4 加强森林根系分泌物介导的物种间互作关系研究

3.4.1 深化以根系分泌物为介质的根际化学信号识别与通讯研究

根系分泌物除了释放大量的初级代谢物质为微生物提供营养源而驱动相关的土壤碳-养分微生物共代谢过程,还可释放一些具有生物活性的大分子和小分子次生代谢物质,这些纷繁复杂的次生代谢物质可通过直接(产生毒素、化感物质)或者间接(改变土壤化学、微生物特征和营养吸收、营养级联关系)的方式,与其他土壤生物形成复杂且强烈的地下化学通讯与根际交流(种间作用、化感作用、病虫害抗性、根系识别、病原菌抑制、菌根真菌共生关联等),在很大程度上调控了植物与其他有机生命体的相互关系,并对生态系统结构和功能产生重要的影响(van Dam & Bouwmeester, 2016; Hu *et al.*, 2018)。虽然根际信号交流与分子互作已经成为近年来根系生态学研究的热点方向,但对根系分泌物中

调控根际行为的分子信号物质精准识别的了解甚为有限,且目前开展的有限研究也主要集中在农业生态系统中(Kong *et al.*, 2006; Sun *et al.*, 2016)。

根系分泌的化学信号物质在土壤介质中可以扩散和迁移,因而其传播不需要根系的直接接触,但其浓度往往较低,且在传输过程中易被土壤其他微生物利用降解,因此,这些化学信号到达目标对象后是否仍保持有效的作用浓度让人质疑,这也是限制森林根系分泌物介导的地下化学通讯研究进展缓慢的原因之一。然而,近年来,随着对森林地下菌根网络C交换和化感物质迁移研究的不断深入,人们发现森林地下庞大的菌根网络可有效地提高化学信号物质在土壤中的传输距离和转移能力,进而可能从大尺度上调控植物根系-微生物间的相互作用(Klein *et al.*, 2016)。目前有关森林菌根网络的研究主要集中在水分相互传递、矿质元素、营养物质运输,而很少研究区分和识别菌根真菌网络所转运的信号物质及其介导的根际对话形式与机理。因此,未来研究应加强森林根系(菌根)分泌的化学信号物质识别,并阐释其转运和调控分子机制,尤其是在野外原位条件下的研究。这将为从根系分泌物途径揭秘植物间的根系互作过程与识别机理提供新的研究途径与视野。例如,森林根系(菌根)释放的具有重要作用与功能的化学信号物质的准确识别,森林地下菌根真菌网络对于化学信号物质的传递选择是否具有特异性等。

3.4.2 加强根系分泌物-微生物-动物营养级联关系及其生态重要性研究

现有有关植物根系分泌物对土壤生物影响的研究主要聚焦于微生物群落结构与功能特性变化,而很少关注根系分泌物输入对土壤动物区系及其关联的多重营养级联效应的影响。事实上,土壤动物、微生物作为森林生态系统物质循环中的重要消费者,二者在生态系统的作用过程中与根系分泌物输入关系密切、相互影响(van Dam & Bouwmeester, 2016)。一方面,根系分泌物为土壤微生物生长和繁殖提供所需的C源和能源,改变土壤微生物区系,反过来,改变的微生物区系通过调控土壤有机质分解和养分矿化过程为植物提供所需的养分;另一方面,根系分泌物释放可促进土壤细菌、真菌的生长繁殖,从而有利于以这些微生物为食的原生动物的生长。与此同时,土壤动物通过食用植物残体碎屑、土壤有

机质,捕食细菌、真菌等,也可改善土壤理化性质而影响土壤物质循环。此外,很多土壤动物(如原生动物、蚯蚓等)还能分泌一些激素类物质促进植物生长(Singh *et al.*, 2004)。因此,森林根系分泌物-微生物-土壤动物之间存在着错综复杂的捕食关系,构成了不同层级的食物网,从而驱动和调控土壤物质传递和循环、资源再分配。鉴于根系分泌物-微生物-动物营养级联在土壤生物地球化学循环过程中的重要作用,森林根系分泌物-微生物-土壤动物营养级联关系及其生态反馈效应将成为根际生态学研究领域未来重点关注的一个课题。

3.5 强化森林根系分泌物介导的根际功能属性特征及其进化生态学意义研究

植物功能性状是指植物体具有的与其定植、存活、生长和死亡紧密相关的一系列核心植物属性,它是植物与环境长期相互作用结果的体现,因而植物功能性状具有重要的生态功能与进化学意义(Shipley *et al.*, 2016)。相应地,植物功能性状研究已成为解决重要生态学问题的可靠途径。然而长期以来,关于森林植物功能性状和进化理论框架主要聚焦于根、茎、叶、芽等地上部分,但对地下部分功能性状和组织方式研究相对较少(Bardgett *et al.*, 2014)(图5)。因此,为更好地理解 and 预测植物功能性状以及功能多样性与生态系统功能的关系和生物进化,近年来不少学者已聚焦于森林植物地下功能性状及其与地上功能性状的关联性研究,并获得了一系列重要成果。例如,中国科学院地理科学与资源研究所郭大立团队经过14年的潜行积累,对全球7个生物群区的369种植物一级根功能形状进行了深入分析,首次在全球尺度上揭示了根系功能性状的生物地理格局,提出了一个全新的植物进化理论:植物在长达4亿年的进化过程中,地下吸收根朝更加高效、独立的方向进化,为不同植物“制定”了独特的养分、水分吸收策略,从而推动了植物的传播和进化历程。该工作揭秘了根系在植物进化和适应过程中的推动作用,对于生物多样性保护具有重要意义。该成果于2018年3月以简报(Letters)形式发表在《Nature》杂志,这也是《Nature》杂志首次发表大尺度根系生态学研究领域的成果(Ma *et al.*, 2018)。

目前植物功能性状手册中地上功能性状指标数量超过20种,而地下功能性状指标数量非常有限

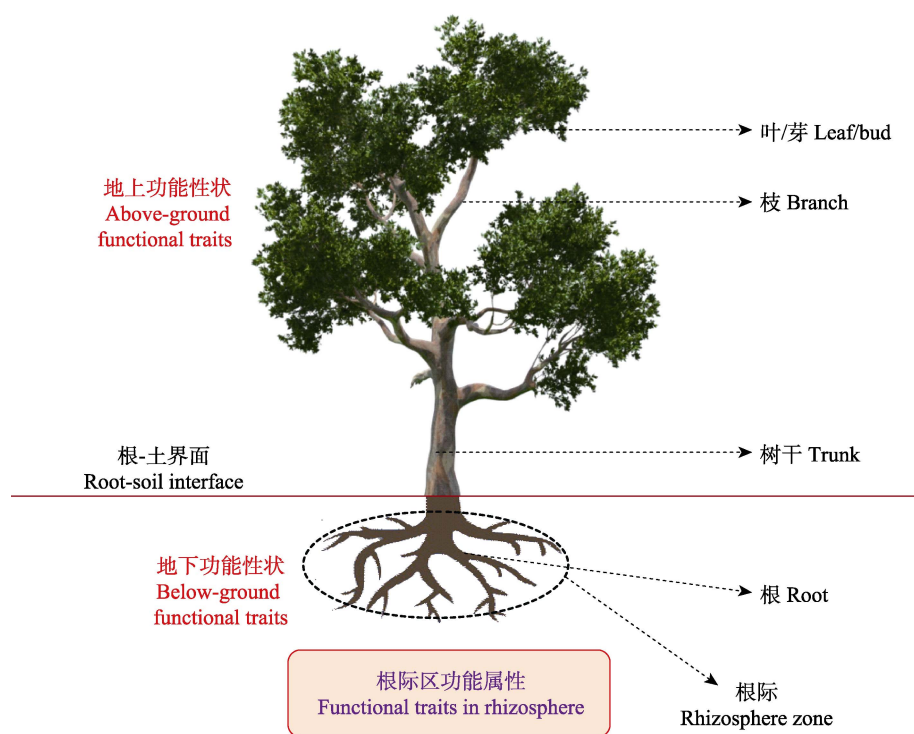


图5 拓展和丰富以根际区功能属性为代表的地下功能性状指标体系。

Fig. 5 Broadening functional traits of root and microbe in rhizosphere and enriching the suite of belowground functional traits.

(Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013)。同时, 现有少量的地下根系功能性状研究主要集中在根系本身的形态和化学特征, 而关于根系生理特征及其介导的根系-土壤-微生物界面属性特征在定义地下植物资源获取策略及进化生态学意义时并未得到充分考虑(Roumet *et al.*, 2016; Guyonnet *et al.*, 2018), 迫切需要将其纳入植物功能性状的研究中, 以拓展和丰富森林生态系统地下功能性状指标体系(图5)。这其中, 根系分泌物作为一种C源/能源投入, 是一个耗能的过程, 植物通过整合多元信息(环境变化、土壤养分有效性、微生物特征、植物生长发育等)来调整植物根系分泌物释放的种类和含量, 并最终决定植物选择激进、平衡或者保守策略以使植物生长收益最大化。因此, 植物根系分泌物种类与含量是植物根部长期进化和对环境条件适应的结果, 并在森林根际微区域诱导了一系列独特的根系和土壤微生物功能性状特征, 即根际功能属性特征, 它涵括了根际微系统中的根系、菌根(菌丝)与根际土壤等核心单元, 具有重要的生态学功能和进化学意义。相应地, 在区域大尺度上深化森林根际属性(根系、菌根真菌、根际土壤与微生物属性)的空间分异规律及其与环境因子(如温度、降水、海拔等)的关联性研究, 不但

可以丰富和补充地下功能性状, 完善全球和区域植物属性数据库建设; 同时对于解密地下功能属性在植物群落进化、种群分布格局、适应过程与生物多样性维持机制等方面的作用将提供新的研究视野(Laliberté, 2017)。

综上所述, 伴随着全球气候变化和土地利用方式的变化, 森林类型、物种组成、地下C分配格局以及菌根侵染变化都直接影响根系分泌物C输入的数量与质量, 从而深刻地影响森林根际区域根系-土壤互作过程及其生态反馈效应。展望未来, 为了更深入、全面地揭示全球气候变化下植物-土壤-微生物互作机理及其生态反馈效应, 未来森林根际生态学研究应重视从植物生理视角出发, 不断完善和改进根系分泌物研究技术体系与方法, 并通过多学科交叉与先进技术手段的运用(如微生物基因组学、各种宏组学技术、同位素技术、显微成像技术、土壤原位酶谱技术、质谱分析等), 从细微尺度上深化森林根系分泌物时空分布格局(如季节/日动态、水平/垂直分布格局、根级/根功能模块分布)特征研究; 在此基础上, 加强森林根系(菌根)分泌物输入介导的土壤碳-养分循环过程、根际信号交流与对话机理及其与环境之间的关联等研究; 从大尺度上加强森

林根系分泌物介导的根际功能属性的空间分异规律与环境因子的关联性研究, 最终为深入揭示森林地下根际王国这一“黑箱”所蕴含的诸多奥秘提供新的视角和有效途径。

参考文献

- Bais HP, Weir TL, Perry LG, Gilroy S, Vivanco JM (2006). The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, 57, 233–266.
- Bardgett RD, Mommer L, de Vries FT (2014). Going underground: Root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 692–699.
- Cairney JWG (2012). Extramatrical mycelia of ectomycorrhizal fungi as moderators of carbon dynamics in forest soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 47, 198–208.
- Cheng WX, Parton WJ, Gonzalez-Meler MA, Phillips R (2014). Synthesis and modeling perspectives of rhizosphere priming. *New Phytologist*, 201, 31–44.
- Cleveland CC, Houlton BZ, Smith WK, Marklein AR, Reed SC, Parton W, Del Grosso SJ, Running SW (2013). Patterns of new versus recycled primary production in the terrestrial biosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 12733–12737.
- Cleveland CC, Liptzin D (2007). C:N:P stoichiometry in soil: Is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 85, 235–252.
- Darrah PR (1991). Measuring the diffusion coefficient of rhizosphere exudates in soil. I. The diffusion of non-sorbing compounds. *Journal of Soil Science*, 42, 413–420.
- Dessaux Y, Hinsinger P, Lemanceau P (2009). Rhizosphere: So many achievements and even more challenges. *Plant and Soil*, 321, 1–3.
- Dijkstra FA, Carrillo Y, Pendall E, Morgan JA (2013). Rhizosphere priming: A nutrient perspective. *Frontiers in Microbiology*, 4, 1–4.
- Drake JE, Darby BA, Giasson MA, Kramer MA, Phillips RP, Finzi AC (2013). Stoichiometry constrains microbial response to root exudation—insights from a model and a field experiment in a temperate forest. *Biogeosciences*, 10, 821–838.
- Drake JE, Gallet-Budynek A, Hofmockel KS, Bernhardt ES, Billings SA, Jackson RB, Johnsen KS, Lichter J, McCarthy HR, McCormack ML, Moore DJP, Oren R, Palmroth S, Phillips RP, Pippen JS, Pritchard SG, Tresder KK, Schlesinger WH, DeLucia EH, Finzi AC (2011). Increases in the flux of carbon belowground stimulate nitrogen uptake and sustain the long-term enhancement of forest productivity under elevated CO₂. *Ecology Letters*, 14, 349–357.
- Erktan A, McCormack ML, Roumet C (2018). Frontiers in root ecology: Recent advances and future challenges. *Plant and Soil*, 424, 1–9.
- Finzi AC, Abramoff RZ, Spiller KS, Brzostek ER, Darby BA, Kramer MA, Phillips RP (2015). Rhizosphere processes are quantitatively important components of terrestrial carbon and nutrient cycles. *Global Change Biology*, 21, 2082–2094.
- Fuhrer T, Zamboni N (2015). High-throughput discovery metabolomics. *Current Opinion in Biotechnology*, 31, 73–78.
- Guo DL, Li H, Mitchell RJ, Han WX, Hendricks JJ, Fahey TJ, Hendrick RL (2008). Fine root heterogeneity by branch order: Exploring the discrepancy in root turnover estimates between minirhizotron and carbon isotopic methods. *New Phytologist*, 177, 443–456.
- Guyonnet JP, Cantarel AAM, Simon L, Haichar FZ (2018). Root exudation rate as functional trait involved in plant nutrient-use strategy classification. *Ecology and Evolution*, 8, 8573–8581.
- Haichar FE, Santaella C, Heulin T, Achouak W (2014). Root exudates mediated interactions belowground. *Soil Biology & Biochemistry*, 77, 69–80.
- Hinsinger P, Gobran GR, Gregory PJ, Wenzel WW (2005). Rhizosphere geometry and heterogeneity arising from root-mediated physical and chemical processes. *New Phytologist*, 168, 293–303.
- Högberg P, Read DJ (2006). Towards a more plant physiological perspective on soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 548–554.
- Holz M, Zarebanadkouki M, Kuzyakov Y, Pausch J, Carminati A (2018). Root hairs increase rhizosphere extension and carbon input to soil. *Annals of Botany*, 121, 61–69.
- Hu LF, Robert CAM, Cadot S, Zhang X, Ye M, Li B, Manzo D, Chervet N, Steinger T, van der Heijden MGA, Schlaeppli K, Erb M (2018). Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. *Nature Communications*, 9, 1–13.
- Jilling A, Keiluweit M, Contosta AR, Frey S, Schimel J, Schneck J, Smith RG, Tiemann L, Grandy AS (2018). Minerals in the rhizosphere: Overlooked mediators of soil nitrogen availability to plants and microbes. *Biogeochemistry*, 139, 103–122.
- Keiluweit M, Bougoure JJ, Nico PS, Pett-Ridge J, Weber PK, Kleber M (2015). Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nature Climate Change*, 5, 588–595.
- Kemmitt SJ, Lanyon CV, Waite IS, Wen Q, Addiscott TM, Bird NRA, O'Donnell AG, Brookes PC (2008). Mineralization of native soil organic matter is not regulated by the size, activity or composition of the soil microbial biomass: a new perspective. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 61–73.
- Klein T, Siegwolf RT, Körner C (2016). Belowground carbon trade among tall trees in a temperate forest. *Science*, 352,

- 342–344.
- Kong CH, Li HB, Hu F (2006). Allelochemicals released by rice roots and residues in soil. *Plant and Soil*, 288, 47–56.
- Kuzyakov Y (2002). Review: Factors affecting rhizosphere priming effects. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 165, 382–396.
- Laliberté E (2017). Below-ground frontiers in trait-based plant ecology. *New Phytologist*, 213, 1597–1603.
- Li X, Dong JL, Chu WY, Chen YJ, Duan ZQ (2018). The relationship between root exudation properties and root morphological traits of cucumber grown under different nitrogen supplies and atmospheric CO₂ concentrations. *Plant and Soil*, 425, 415–432.
- Luginbuehl LH, Menard GN, Kurup S, Van Erp H, Radhakrishnan GV, Breakspear A, Eastmond PJ (2017). Fatty acids in arbuscular mycorrhizal fungi are synthesized by the host plant. *Science*, 356, 1175–1178.
- Ma ZQ, Guo DL, Xu XL, Lu MZ, Bardgett RD, Eissenstat DM, McCormack ML, Hedin LO (2018). Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 555, 94–97.
- Martinière A, Gibrata R, Sentenac H, Dumonta X, Gaillarda I, Parisa N (2018). Uncovering pH at both sides of the root plasma membrane interface using noninvasive imaging. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115, 6488–6493.
- McCormack ML, Dickie IA, Eissenstat DM, Fahey TJ, Fernandez CW, Guo DL, Helmisaari HS, Hobbie EA, Iversen CM, Jackson RB, Leppälammil-Kujansuu J, Norby RJ, Phillips RP, Pregitzer KS, Pritchard SG, Rewald B, Zadworny M (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207, 505–518.
- Meier IC, Pritchard SG, Brzostek ER, McCormack ML, Phillips RP (2015). The rhizosphere and hyphosphere differ in their impacts on carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO₂. *New Phytologist*, 205, 1164–1174.
- Moore JAM, Jiang J, Patterson CM, Mayes MA, Wang G, Classen AT (2015). Interactions among roots, mycorrhizas and free-living microbial communities differentially impact soil carbon processes. *Journal of Ecology*, 103, 1442–1453.
- Nakayama M, Tateno R (2018). Solar radiation strongly influences the quantity of forest tree root exudates. *Trees*, 32, 871–879.
- Neumann G, George TS, Plassard C (2009). Strategies and methods for studying the rhizosphere—The plant science toolbox. *Plant and Soil*, 321, 431–456.
- Oburge E, Jones DJ (2018). Sampling root exudates—Mission impossible? *Rhizosphere*, 6, 116–133.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quérier F, Hodgson CJG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Phillips RP, Erlitz Y, Bier R, Bernhardt ES (2008). A new approach for capturing soluble root exudates in forest soils. *Functional Ecology*, 22, 990–999.
- Phillips RP, Finzi AC, Bernhardt ES (2011). Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a pine forest under long-term CO₂ fumigation. *Ecology Letters*, 14, 187–194.
- Preece C, Farré-Armengol G, Llusà J, Peñuelas J (2018). Thirsty tree roots exude more carbon. *Tree Physiology*, 38, 690–695.
- Pregitzer KS, DeForest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruess RW, Hendrick RL (2002). Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72, 293–309.
- Proctor C, He YH (2017). Quantifying root extracts and exudates of sedge and shrub in relation to root morphology. *Soil Biology & Biochemistry*, 114, 168–180.
- Roumet C, Birouste M, Picon-Cochard C, Ghestem M, Osman N, Vignion-Brenas S, Cao K, Stokes A (2016). Root structure-function relationships in 74 species: Evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytologist*, 210, 815–826.
- Sandnes A, Eldhuset TD, Wollebaek G (2005). Organic acids in root exudates and soil solution of Norway spruce and silver birch. *Soil Biology & Biochemistry*, 37, 259–269.
- Shahzad T, Rashid MI, Maire V, Barot S, Perveen N, Alvarez G, Mougin C, Fontaine S (2018). Root penetration in deep soil layers stimulates mineralization of millennia old organic carbon. *Soil Biology & Biochemistry*, 124, 150–160.
- Shipley B, Bello FD, Cornelissen JHC, Laliberté E, Laughlin DC, Reich PB (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180, 923–931.
- Singh BK, Millard P, Whiteley AS, Murrell JC (2004). Unravelling rhizosphere-microbial interactions: Opportunities and limitations. *TRENDS in Microbiology*, 12, 386–393.
- Smith SE, Read D (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd edn. Academic Press, London.
- Strehmel N, Bottcher C, Schmidt S, Scheel D (2014). Profiling of secondary metabolites in root exudates of *Arabidopsis thaliana*. *Phytochemistry*, 108, 35–46.
- Sun Y, Xu XL, Kuzyakov Y (2014). Mechanisms of rhizosphere priming effects and their ecological significance. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 62–75. [孙悦, 徐兴良, Kuzyakov Y (2014). 根际激发效应的发生机制及其生态重要性. *植物生态学报*, 38, 62–75.]

- Sun L, Lu YF, Yu FW, Kronzucker HJ, Shi WM (2016). Biological nitrification inhibition by rice root exudates and its relationship with nitrogen-use efficiency. *New Phytologist*, 212, 646–656.
- Tan WB, Wang GA, Huang CH, Gao RT, Xi BD, Zhu B (2017). Physico-chemical protection, rather than biochemical composition, governs the responses of soil organic carbon decomposition to nitrogen addition in a temperate agroecosystem. *Science of the Total Environment*, 598, 282–288.
- Terrer C, Vicca S, Stocker BD, Hungate BA, Phillips RP, Reich PB, Prentice IC (2018). Ecosystem responses to elevated CO₂ governed by plant-soil interactions and the cost of nitrogen acquisition. *New Phytologist*, 217, 507–522.
- Treseder KK, Holden SR (2013). Fungal carbon sequestration. *Science*, 339, 1528–1529.
- Tückmantel T, Leuschner C, Preusser S, Kandeler E, Angst G, Mueller CW, Meier IC (2017). Root exudation patterns in a beech forest: Dependence on soil depth, root morphology, and environment. *Soil Biology & Biochemistry*, 107, 188–197.
- Uren NC (2000). Types, amounts, and possible functions of compounds released into the rhizosphere by soil-grown plants. In: Pinto R, Varanini Z, Nannipieri P eds. *The Rhizosphere, Biochemistry and Organic Substances at the Soil-plant Interface*. Marcel Dekker, New York. 19–40.
- van Dam NM, Bouwmeester HJ (2016). Metabolomics in the rhizosphere: Tapping into belowground chemical communication. *Trends in Plant Science*, 21, 256–265.
- Wallander H, Ekblad A, Bergh J (2011). Growth and carbon sequestration by ectomycorrhizal fungi in intensively fertilized Norway spruce forests. *Forest Ecology and Management*, 262, 999–1007.
- Wallander H, Ekblad A, Godbold DL, Johnson D, Bahr A, Baldrian P, Bjork RG, Kieliszewska-Rokicka B, Kjoller R, Kraigher H, Plassard C, Rudawska M (2013). Evaluation of methods to estimate production, biomass and turnover of ectomycorrhizal mycelium in forests soils—A review. *Soil Biology & Biochemistry*, 57, 1034–1047.
- Warren CR (2016). Simultaneous efflux and uptake of metabolites by roots of wheat. *Plant and Soil*, 406, 359–374.
- Wu LK, Lin XM, Lin WX (2014). Advances and perspective in research on plant-soil-microbe interactions mediated by root exudates. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 298–310. [吴林坤, 林向民, 林文雄 (2014). 根系分泌物介导下植物-土壤-微生物互作关系研究进展与展望. 植物生态学报, 38, 298–310.]
- Wutzler T, Reichstein M (2013). Priming and substrate quality interactions in soil organic matter models. *Biogeosciences*, 10, 2089–2103.
- Xia B, Zhou Y, Liu X, Xiao J, Liu Q, Gu YC, Ding LS (2012). Use of electrospray ionization ion-trap tandem mass spectrometry and principal component analysis to directly distinguish monosaccharides. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 26, 1259–1264.
- Yin LM, Dijkstra FA, Wang P, Zhu B, Cheng WX (2018). Rhizosphere priming effects on soil carbon and nitrogen dynamics among tree species with and without intraspecific competition. *New Phytologist*, 218, 1036–1048.
- Yin HJ, Li YF, Xiao J, Cheng XY, Xu ZF, Liu Q (2013). Enhanced root exudation stimulates soil nitrogen transformations in a subalpine coniferous forest under experimental warming. *Global Change Biology*, 19, 2158–2167.
- Yin HJ, Phillips RP, Liang RB, Xu ZF, Liu Q (2016). Resource stoichiometry mediates soil C loss and nutrient transformations in forest soils. *Applied Soil Ecology*, 108, 248–257.
- Yin HJ, Wheeler E, Phillips RP (2014). Root-induced changes in nutrient cycling in forests depend on exudation rates. *Soil Biology & Biochemistry*, 78, 213–221.
- Yuan YS, Zhao WQ, Zhang ZL, Xiao J, Li DD, Liu Q, Yin HJ (2018). Impacts of oxalic acid and glucose additions on N transformation in microcosms via artificial roots. *Soil Biology & Biochemistry*, 121, 16–23.
- Zhang DD, Liang XH, Wang J (2014). A review of plant root exudates. *Agricultural Science Bulletin*, 30, 314–320. [张豆豆, 梁新华, 王俊 (2014). 植物根系分泌物研究综述. 中国农学通报, 30, 314–320.]
- Zhang FS, Shen JB (1999). Preliminary development of the theoretical concept on rhizosphere micro-ecosystem. *Review of China Agriculture Science and Technology*, (4), 15–20. [张福锁, 申建波 (1999). 根际微生态系统理论框架的初步构建. 中国农业科技导报, (4), 15–20.]
- Zhang ZL, Phillips RP, Zhao WQ, Yuan YS, Liu Q, Yin HJ (2018a). Mycelia-derived C contributes more to nitrogen cycling than root-derived C in ectomycorrhizal alpine forests. *Functional Ecology*, DOI: 10.1111/1365-2435.13236.
- Zhang ZL, Xiao J, Yuan YS, Zhao CZ, Liu Q, Yin HJ (2018b). Mycelium- and root-derived C inputs differ in their impacts on soil organic C pools and decomposition in forests. *Soil Biology & Biochemistry*, 123, 257–265.
- Zhu B, Cheng WX (2012). Nodulated soybean enhances rhizosphere priming effects on soil organic matter decomposition more than non-nodulated soybean. *Soil Biology & Biochemistry*, 51, 56–65.
- Zhu B, Gutknecht JLM, Herman DJ, Keck DC, Firestone MK, Cheng WX (2014). Rhizosphere priming effects on soil carbon and nitrogen mineralization. *Soil Biology & Biochemistry*, 76, 183–192.

责任编辑: 程晓莉 责任编辑: 谢 巍

扫码加入读者圈
听语音, 看问答